

УДК 635.24:581.144.1

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *HELIANTHUS TUBEROSUS* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЯН

О. А. КОРОВКИН
(Кафедра ботаники)

Онтогенетический морфогенез *H. tuberosus* до настоящего времени не изучен. Имеющиеся в литературе [1, 4, 6—8] сведения получены на растениях, выращенных из клубней, и носят в основном агрономический характер.

Приведенные в настоящем сообщении данные о морфогенезе вегетативных органов *H. tuberosus* при выращивании растений из семян являются частью результатов исследований морфогенеза вегетативных органов столонообразующих травянистых поликарпиков с клубнями побегового происхождения [2, 3].

Методика

Исследования проводили в 1980—1981 гг. на растениях, выращенных из семян, полученных от свободного опыления *H. tuberosus* var. *rigripellus* Соск. на Майкопской опытной станции ВИРа. В работе использована методика И. П. Игнатьевой. Семена высевали в конце апреля в ящики, установленные в теплице. В первой декаде июня растения были высажены на гряды по схеме 60×60 см. Это обеспечивало отсутствие конкуренции между ними. Растения не окучивали, что давало возможность наблюдать их поведение в естественных условиях, в частности процесс геофилии. Описание проводили через 5—10 дней, что давало возможность выявить связь между состоянием надземной части и столоно- и клубнеобразованием. Для описания выкапывали одновременно 5—10 растений и фиксировали особенности развития всех вегетативных органов.

Результаты исследований

Прорастание семян надземное, длилось 12—30 дней; около 10% семян проросло только на 2-й год. В случае механического повреждения семенной кожуры (расщелкивание семян) семена проросли значительно быстрее (на 10-й день) и дружнее (в течение 20 дней).

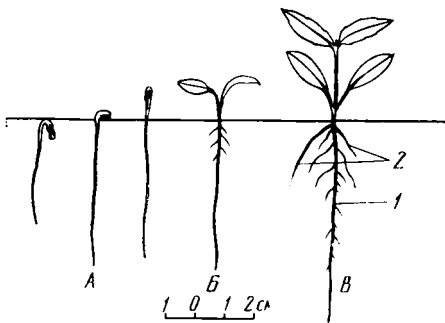


Рис. 1. Первые этапы развития растения топинамбура.

А — появление всходов; Б — фаза семядолей; В — фаза 1-й пары листьев; 1 — главный корень; 2 — придаточные корни на гипокотиле.

При прорастании первым трогался в рост зародышевый корешок, который разрывал семенную кожуру на заостренной части семени (рис. 1, А). Почти одновременно с ним начинал расти гипокотиль, который вытягивал семядоли на поверхность почвы. Семенная кожура при этом обычно оставалась в почве, но иногда она выносилась с заключенными в нее семядолями на поверхность почвы и опала при их развертывании.

Фаза семядолей наступала на 2—3-й день после появления всходов (рис. 1, Б). Семядоли черешчатые. Пластинка (1,2—1,7 см длиной

и 0,6—0,9 см шириной) яйцевидная, реже — удлиненно-яйцевидная или овальная, обычно располагалась параллельно поверхности почвы. Иногда верхняя часть ее была загнута вниз. Черешок семядолей 0,8—1,3 см длиной составлял с гипокотилем угол 35—45°. Длина гипокотилия 0,6—1,0 см, диаметр — 0,1—0,15 см. В фазу семядолей рост гипокотилия у большинства растений прекращался.

Главный корень (длина 4,5—6,0 см) начинал ветвиться: формировались 7—10 корней 2-го порядка. На нижней части гипокотилия появлялось 2—5 придаточных корней.

На 8—12-й день после появления всходов наступала фаза 1-й пары листьев (рис. 1, В). Два первых супротивно расположенных листа черешчатые (длина черешка 0,3—0,5 см) с ланцетной или овальной пластинкой (1,5—2,8 см длиной и 0,3—0,8 см шириной). Длина эпикотилия варьировала от 1,8 до 3,8 см. Продолжался рост пластинок семядолей (длина их достигала 1,4—2,0 см, ширина — 0,8—1,1 см).

Длина главного корня увеличивалась незначительно; у некоторых растений он ветвился до 3-го порядка. Придаточные корни на гипокотиле достигали длины 7,0 см и часто превосходили по этому показателю главный корень, но не ветвились; число их по сравнению с фазой семядолей увеличивалось незначительно.

В фазу 2-й пары листьев (18—20-й день после появления всходов) начиналось сокращение длины гипокотилия, и к фазе 3 пар листьев она составляла 0,4—0,7 см, диаметр же его значительно увеличивался — до 0,25—0,3 см. Одновременно с утолщением гипокотилия увеличивался диаметр базальной части главного корня. В результате общая утолщенная зона достигала длины 1,0—1,5 см. Продолжался рост эпикотилия: к фазе 3 пар листьев длина его варьировала от 5,5 до 8,5 см при диаметре 0,1—0,15 см. Форма пластинок 2—3-й пар листьев ланцетная, овальная, реже — удлиненно-ромбическая. У пластинок 1—2-й пар листьев край ровный или расставленно-пильчатый, у последующих листьев — пильчатый.

К фазе 3 пар листьев длина стебля главного побега варьировала от 8,0 до 16,5 см. У большинства растений желтели и опадали семядоли, т. е. продолжительность их жизни ограничивалась 25—30 днями.

Морфогенез побега. На первых этапах развития листорасположение у всех растений было супротивным. Форма листовой пластинки в онтогенезе растений изменялась значительно: у первых 3—7 пар листьев — ланцетно-овальная, у последующих — удлиненно-яйцевидная с оттянутой верхушкой; край пластинки изменялся от ровного до пильчатого (у некоторых листьев до неравно двоякопильчатого). Черешок у первых 2—3 пар листьев занимал 1/5—1/6 от общей длины листа, у последующих листьев доля его возрастала до 1/3—1/4 (рис. 2, А).

Узлы стебля были закрытыми (за счет срастания оснований двух супротивно расположенных листьев). На каждом узле один из листьев всегда отличался более мощным развитием, чем второй. Наиболее крупными были листья на средней части побега (10—12-я пара) — 25—28 см длиной и 10—12 см шириной.

По мере формирования новых листьев первые листья на базальной части главного побега постепенно отмирали и засыхали, но не опадали. К фазе 7—8-й пары листьев отмирала первая пара, затем постепенно последующие и к фазе 15—17 пар листьев — первые 4—6 пар. Продолжительность жизни листьев возрастала с увеличением их порядкового номера (от 55—60 дней у 1—2-й пары до 70—75 дней — у 4—5-й пары).

Длина стебля главного побега к концу периода вегетации (растения находились в фазе 15—22 пар листьев) варьировала от 70 до

115 см при диаметре его базальной части (на уровне эпикотилия) 1,1—1,5 см. Диаметр гипокотилия к концу вегетации достигал 1,4—1,6 см.

Ветвление главного побега начиналось в фазу 5—6 пар листьев: из почек в пазухах семядолей развивались столоны. В фазу 8—10 пар листьев боковые побеги начинали формироваться на надземной части главного побега, из почек в пазухах 4—5-й пары листьев, но развивались они медленно. К фазе 15—20 пар листьев (конец периода вегетации) на надземной части главного побега формировалось от 4 до 16 побегов 2-го порядка длиной 0,5—5,0 см, состоявших из 1—3 метамеров.

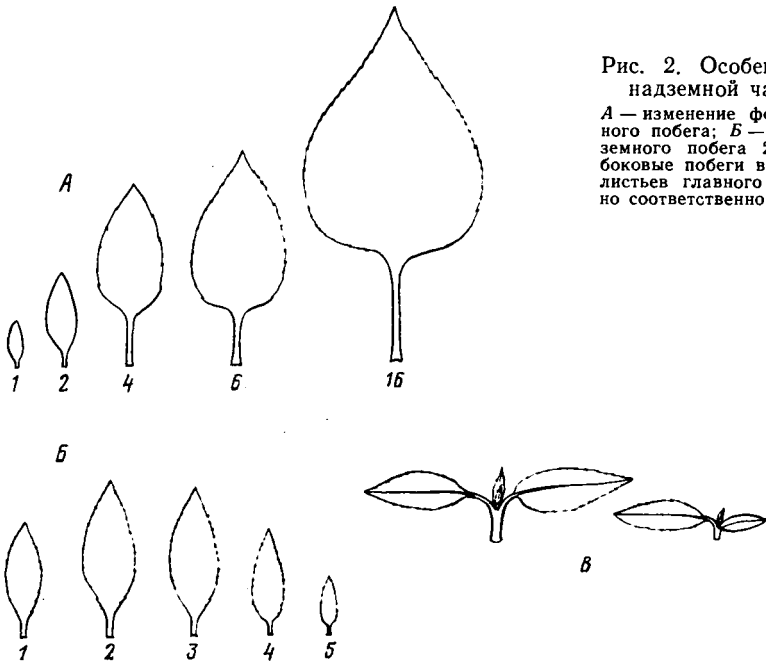


Рис. 2. Особенности развития надземной части растений.

А — изменение формы листьев главного побега; Б — листовый ряд надземного побега 2-го порядка; В — боковые побеги в пазухах 8-й пары листьев главного побега (уменьшено соответственно в 6; 3 и 4,5 раза).

Наиболее мощные из них развивались на средней части главного побега. Листья на боковых побегах имели более вытянутую форму (обычно удлиненно-яйцевидную или овальную) по сравнению с листьями главного побега (рис. 2, Б). Один из боковых побегов на каждом узле главного побега был всегда более мощно развит, чем второй, отличался большей длиной, более крупными листьями, иногда состоял из большего числа метамеров (рис. 2, В).

В онтогенезе главного побега примерно у 5% растений происходило изменение листорасположения — из супротивного оно становилось очередным. У большинства из них изменение листорасположения началось в фазу 12—14 пар листьев, у остальных — в фазу 8—18 пар.

С фазы 2—3 пар листьев наблюдалось втягивание базальной части главного побега в почву. Если в фазу семядолей семядольный узел находился на высоте 0,5—1,0 см над уровнем почвы, то к фазе 4 пар листьев — на уровне почвы, к фазе 6—7 пар — был погружен на глубину до 0,8 см, к фазе 15—16 пар — до 1,5 см. Образования специализированных контрактильных корней не отмечалось.

Формирование столонов. Столоны начинали развиваться из почек в пазухах семядолей в фазу 5—6-й пары листьев (40—45-й день после появления всходов). Формированию столонов предшествовало ветвление почек 2-го порядка в пазухах семядолей: в пазухах нижних чешуй этих почек развивались почки 3-го порядка. Однако интенсивность ветвления почек 2-го порядка была значительно выше, чем у

картофеля: образовывалось 3—4 почки 3-го порядка, а в пазухах отдельных семядолей — до 8. Почки 2-го и 3-го порядков на семядольном узле располагались не коллатерально, как у картофеля, а в виде мутовки вследствие большого числа почек 3-го порядка. В результате на семядольном узле формировалась система столонов: двух — 2-го порядка и 6—8 (редко 10—12) — 3-го.

Развитие почек в столоны начиналось неодновременно. Первыми трогались в рост почки 2-го порядка, позднее (иногда значительно, через 10—15 дней) — почки 3-го порядка (рис. 3). Так же, как у картофеля, но значительно реже у некоторых растений почка 2-го порядка в пазухе семядоли развивалась в ортотропный фотосинтезирующий побег, в то время как почки 3-го порядка — в столоны.

После образования 3—4 столонов 3-го порядка на базальной части столона 2-го порядка его ветвление прекращалось и он интенсивно рос в длину (за счет образования новых метамеров и за счет удлинения имевшихся). Позднее (к фазе 10—12 пар листьев на главном побеге) у некоторых столонов 2-го порядка на средней части развивались еще 1—4 столона 3-го порядка. Столоны 4-го порядка образовывались очень редко и только на столонах 3-го порядка, формировавшихся на семядольном узле. Появления столонов более высоких порядков не наблюдалось.

Ветвление столонов усиливалось при повреждении их апикальной части или при ее естественном отмирании (последнее, в отличие от картофеля, наблюдалось редко). Боковые столоны развивались при этом из всех пазушных почек поврежденного столона.

Наибольшей длины — до 37,0 см — достигали столоны 2-го порядка, длина столонов 3-го порядка на семядольном узле — до 32,0 см, остальных — до 12,0 см, столонов 4-го порядка — до 5,0 см.

Диаметр стебля столонов 2-го порядка 0,25—0,4 см, 3-го — 0,15—0,35, 4-го — 0,15—0,2 см. Обычно толщина столона увеличивалась от его базальной части к апикальной (рис. 4).

Различий между столонами разного порядка по их расположению в почве не было. Столоны уходили на глубину до 5—15 см. Выхода столонов на поверхность почвы (израстания) не наблюдалось.

Листорасположение на столонах супротивное. Листья чешуевидные, бесцветные, длиной 0,3—0,5 см, обычно плотно прижаты к стеблю. У последней пары листьев на верхней части столона края всегда плотно сомкнуты, что предохраняет конус нарастания от повреждений и способствует прохождению столона в слоях почвы (из-за плотного смыкания листьев верхушка столона заострена).

Число метамеров у столонов с увеличением их порядка уменьшалось: у столонов 2-го порядка — 3—6 метамеров, 3-го — 2—4, 4-го — 1—2. Длина междоузлий у столонов увеличивалась от базальной части к апикальной от 1,5—2,0 до 5,0—15,0 см.

Формирование клубней. Оно начиналось в фазу 14—17 пар листьев (на 90—100-й день после появления всходов). Клубни об-

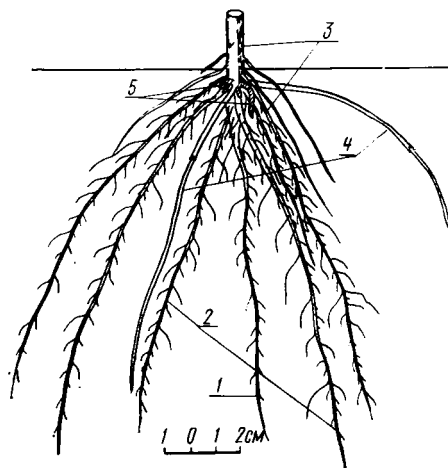


Рис. 3. Подземная часть растений в фазу 8-й пары листьев.

1 — главный корень; 2 — придаточные корни на гипокотиле и семядольном узле; 3 — придаточные корни на эпикотиле; 4 — столоны 2-го порядка; 5 — столоны 3-го порядка (заштрихованы).

разовывались примерно одновременно на всех имевшихся столонах независимо от их порядка и длины. Образование клубней происходило иначе, чем у картофеля: начинали утолщаться 1—2 верхних метамера столона (наиболее интенсивно в зоне узлов). При этом нижний метамер утолщался не полностью: нижняя часть его междуузлия оставалась тонкой, т. е. переход от столона к клубню был постепенным. Однако рост побега с началом утолщения его верхних метамеров не прекращался — продолжали формироваться новые, утолщенные и укороченные метамеры — метамеры клубневой части. В результате формирование клубня проходило в двух направлениях: в базипетальном —

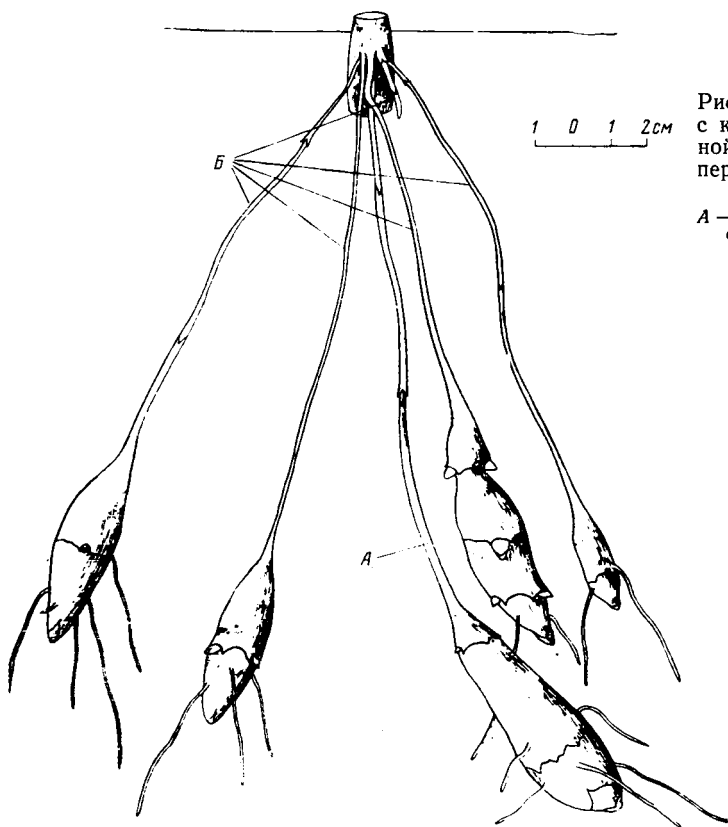


Рис. 4. Система столонов с клубнями в пазухе одной семядоли к концу периода вегетации (фаза 18-пары листьев).

А — стolon 2-го порядка; Б — стolon 3-го порядка.

утолщение имевшихся удлиненных метамеров столона — и главным образом в акропетальном — формирование новых метамеров клубня.

Чешуевидные листья на клубне располагались супротивно, достигали длины 1,5 см, плотно прилегли к стеблю. На нижней части клубня верхняя часть их быстро разрушалась (особенно если почки в пазухах трогались в рост). На верхней части клубня 1—2 последние пары листьев плотно смыкались краями, защищая конус нарастания от возможного повреждения при контакте с почвой. По мере роста клубня они раздвигались (но в нижней части оставались сросшимися), а их функции выполняла новая пара листьев.

Пазушные почки на клубне не ветвились и обычно были прикрыты чешуевидными листьями, в пазухах которых они формировались. Наиболее развитыми были почки средней части клубня.

К концу периода вегетации число метамеров клубня достигало 3—4, реже — 5—6. Обычная форма клубней — веретеновидная (рис. 4).

Число клубней на одном растении варьировало от 4 (у растений со слабоветвящимися столонами) до 8—10 (с сильноветвящимися сто-

донами). Интенсивность ветвления столонов, в свою очередь, была тесно связана с развитием надземной части главного побега.

Размер клубней, сформировавшихся на одном растении, сильно варьировал (рис. 4). Так, на 10 октября у растения, находившегося в фазе 18 пар листьев, длина клубней колебалась от 3,5 до 9,0 см, а диаметр — от 0,9 до 3,0 см.

Пазушные почки клубня иногда трогались в рост, из них развивались боковые сидячие клубни, тесно сросшиеся с клубнем, на котором они формировались. В результате форма клубня становилась неправильной.

Корневая система растений смешанная. Она представлена системами главного корня и придаточных корней.

Главный корень ветвился до 3-го, реже — до 4-го порядка (корни 4-го порядка формировались в фазу 8—10 пар листьев у небольшого числа наиболее развитых растений).

В фазу 2—3 пар листьев начиналось утолщение базальной части главного корня (вместе с гипокотилем) по длине 1,0—1,5 см и к концу периода вегетации диаметр ее достигал 1,3—1,5 см.

В фазу 10—12 пар листьев у большинства растений главный корень начинал отмирать в базипетальном направлении (в это время длина его равнялась 15—20 см).

Придаточные корни начинали развиваться на базальной части гипокотилиа очень рано — в фазу семядолей. В фазу 1-й пары листьев придаточные корни формировались по всей длине гипокотилиа, а к фазе 2 пар — на семядольном узле. В фазу 3 пар листьев придаточные корни образовывались на базальной части эпикотилиа (иногда на высоте до 2,0 см над уровнем почвы). Какой-либо закономерности в расположении придаточных корней на гипокотиле, семядольном узле и эпикотиле выявлено не было.

К фазе 6—7 пар листьев у растений формировалась мощно развитая система придаточных корней, состоящая из 15—21 корня длиной 15—30 см, они ветвились до 2-го порядка. К концу периода вегетации (фаза 15—22 пар листьев) число придаточных корней на гипокотиле, семядольном узле и эпикотиле варьировало от 25 до 45 (в зависимости от мощности развития растения), длина их достигала 35—60 см, ветвились они до 3-го порядка. Таким образом, система придаточных корней играла в онтогенезе растений основную роль.

Все придаточные корни на растении можно было разделить по мощности развития и месту их возникновения на три группы (рис. 5). Первую группу составляли наиболее мощно развитые корни длиной до 50—60 см при диаметре базальной части 0,6—0,8 см, ветвившиеся до 3-го порядка. Число их на растении не превышало 2—4, формировались они на нижней части гипокотилиа. Вторая группа — корни длиной 25—50 см при диаметре базальной части 0,2—0,3 см, ветвившиеся до 3-го порядка (длина корней 2-го и 3-го порядков была значительно меньше, чем у корней первой группы); эти корни составляли основную часть всех придаточных корней, развивались в основном на гипокотиле и в зоне семядольного узла (надузловые, узловые, подузловые). Третья группа — наиболее слабо развитые корни длиной 10—20 см при диаметре базальной части 0,1—0,15 см, ветвившиеся до 2-го порядка; развивались на эпикотиле, составляя до 30 % общего числа корней.

В связи с тем, что придаточные корни первой группы по мощности развития значительно превосходили главный корень и базальная часть их была значительно утолщена (последнее происходило в фазу 6—7 пар листьев при достижении длины 15—20 см), в целом корневая система имела вид стержневой.

Наблюдались случаи, когда придаточные корни в большом количестве (до 50) начинали образовываться на надземной части побега

(на верхней части эпикотилия и 2-м междоузлии) на высоте до 10—15 см над уровнем почвы. Но развитие этих корней быстро прекращалось и длина их не превышала 0,5—5,0 см; обычно они имели интенсивную антоциановую окраску. По-видимому, окучивание способствовало бы нормальному развитию этих придаточных корней.

Придаточные корни на столонах не развивались. На клубнях они формировались очень поздно — в конце периода вегетации; чаще на узлах, значительно реже — на междоузлиях верхней части клубня

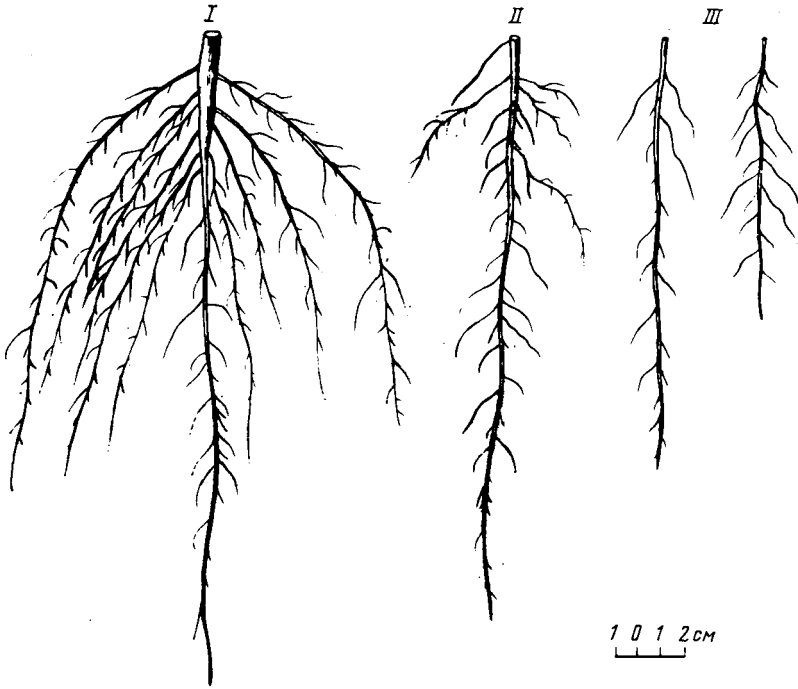


Рис. 5. Особенности развития придаточных корней к концу периода вегетации.

I—III — группы корней по мощности развития.

(рис. 4). Число корней на клубне варьировало от 2—4 до 6, длина их — от 3 до 9,0 см; корни нитевидные, неветвящиеся, выполняющие в это время в основном якорную функцию — закрепление клубней в почве.

Отмирание надземной части растений было вынужденным — при наступлении первых осенних заморозков в конце октября — начале ноября. Подземная часть растений (за исключением клубней) отмирала полностью, но значительно позднее, в конце ноября; при этом в последнюю очередь отмирали столоны в акропетальном направлении. У многих столонов верхняя предклубневая часть на длину 5—10 см оставалась живой до следующего периода вегетации.

В результате в конце ноября растение было представлено группой изолированных друг от друга клубней различного порядка. Таким образом, так же, как и картофель, топинамбур в конце первого года жизни представлен группой дочерних растений, т. е. клоном.

Сравнение процессов столонообразования и клубнеобразования у *Helianthus tuberosus* L. с таковыми у *Solanum tuberosum* L. показало черты сходства и различия у этих представителей семейств Asteraceae и Solanaceae.

Сходство заключалось в том, что формирование столонов у обоих видов начиналось примерно через равное число дней — 35—45. Началу образования столонов предшествовало ветвление почек в пазухах се-

мядолей, в результате чего на семядольном узле формировалась система столонов 2-го и 3-го порядков. Менее интенсивное ветвление пазушных почек у *S. tuberosum* компенсировалось образованием столонов на 1—3-м узлах главного побега, в то время как у *H. tuberosus* столоны развивались только на семядольном узле. Сходным был темп развития столонов — наиболее быстро развивались столоны 2-го порядка. У обоих видов ветвление столонов шло в основном до 3-го, реже — до 4-го порядка. Длина столонов также была примерно одинаковой: 2-го порядка — до 37 см, 3-го — 25—32, 4-го — до 5 см, однако диаметр столонов у *H. tuberosus* значительно больше (в 1,5—2 раза). У обоих видов наблюдалось естественное отмирание верхней части столонов, но у *H. tuberosus* — значительно реже.

С другой стороны, процессы образования столонов и клубней у *H. tuberosus* и *S. tuberosum* имели ряд различий.

В отличие от *S. tuberosum* у *H. tuberosus* столоны различных порядков не занимали какого-либо определенного положения в пространстве; они никогда не выходили на поверхность почвы и не формировали надземной фотосинтезирующей части. По-разному была защищена от возможного повреждения при контакте с почвой верхушечная почка столонов. У *S. tuberosum* она была повернута в сторону, противоположную направлению роста столона в результате изгибания верхних междоузлий, а у *H. tuberosus* — прикрыта плотно сомкнутыми верхними парами листьев.

У *H. tuberosus* наибольшей длины достигали междоузлия верхней части столона, а у *S. tuberosum* — средней.

На столонах *H. tuberosus* придаточные корни не развивались, у *S. tuberosum* на столонах образовывались узловые придаточные корни.

Несмотря на то, что столоны у обоих видов появлялись примерно одновременно, формирование клубней у *H. tuberosus* начиналось позднее на 15—20 дней.

У *H. tuberosus* в отличие от *S. tuberosum* в образовании клубня принимали участие и верхние метамеры столона, которые до этого были неутолщенными. В результате формирования клубня у *H. tuberosus* шло в двух направлениях: в базипетальном — за счет утолщения верхних метамеров столона, в акропетальном — за счет образования новых (утолщенных) метамеров клубня (у *S. tuberosum* — только в акропетальном). Таким образом, у *H. tuberosus* дифференциация подземного специализированного побега на столонную и клубневую части была менее выраженной.

Чешуевидные листья на клубне у *H. tuberosus* отличались большими размерами и продолжительностью жизни, чем у *S. tuberosum*. Пазушные почки клубней *H. tuberosus* не ветвились.

Число клубней, сформировавшихся на одном растении, было больше у *S. tuberosum* в 2—2,5 раза. Рост клубней у *H. tuberosus* шел значительно медленнее, чем у *S. tuberosum*, но был более продолжительным. У клубней *H. tuberosus* наблюдался только один вид израстания — из боковых почек развивались клубни следующего порядка, сросшиеся с клубнем, на котором они появились.

На клубнях *H. tuberosus* образовывались придаточные корни, что никогда не было у *S. tuberosum*.

Следует отметить также особенности развития корневой системы. У обоих видов главный корень отмирал на ранних этапах онтогенеза, и основную роль играла мощно развитая система придаточных корней.

Представляет интерес образование у *H. tuberosus* в отличие от *S. tuberosum* клубневидного утолщения гипокотыля и базальной части главного корня, а также наблюдаемое у обоих видов явление геофилии, происходящее без образования специализированных контрактильных корней.

Таким образом, *H. tuberosus*, как и *S. tuberosum*, является травянистым поликарпическим растением с моноциклическим главным побегом и специализированными дициклическими побегами 2-го и последующих порядков, существующее в виде клона. Основной структурной единицей в большом жизненном цикле растений обоих видов является специализированный дициклический побег, проходящий в своем онтогенезе 3 этапа — развитие stolона, клубня и надземной фотосинтезирующей части [3].

Под малым жизненным циклом у *H. tuberosus* и *S. tuberosum* мы понимаем цикл развития специализированного дициклического побега, проходящий в течение двух периодов вегетации, а не только цикл развития его надземной фотосинтезирующей части, как считают некоторые авторы [5].

ЛИТЕРАТУРА

1. Давыдович С. С. Земляная груша. М.: Госсельхозиздат, 1957. — 2. Коровкин О. А. Ритм развития и морфологические признаки *Solanum tuberosum* L. при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 61—70. — 3. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании из семян. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 38—43. — 4. Лехнович С. С. Земляная груша. Л.: Всесоюз. институт прикл. бот. и новых культур, 1930. — 5. Тринклер Ю. Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. — Автореф. докт. дис. М., 1975. — 6. Устименко Г. В. Земляная груша. М.: Госсельхозиздат, 1960. — 7. Эйхе Э. П. Топинамбур, или земляная груша. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — 8. Kuppers-Sonnenberg G. A. Topinambur im biologischen Anbau. Organ. Land-Gartenkultur, 1976, Ig. 19, S. 27—31.

Статья поступила 6 июля 1982 г.

Summary

Ontogenetical morphogenesis of Jerusalem artichoke grown from seeds was studied. It was found that Jerusalem artichoke, as well as potato, is a perennial polycarpic herbaceous plant with monocyclic main shoot and dicyclic specialized shoots of the second and following orders existing in the form of clone. Feature of similarity and difference were determined with specialized dicyclic shoots of potato and Jerusalem artichoke.

A conclusion was made that the main structural unit in large life cycle of the both species is a specialized dicyclic shoot, having three stages of development and consisting of three main components: stolon, tuber and above ground part where photosynthesis takes place.